УДК [576.893.19:595.371](282.247.31)

ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ СВЯЗИ НАСТОЯЩИХ ГРЕГАРИН (EUGREGARINIDA) С БОКОПЛАВАМИ (AMPHIPODA) ИСТОКОВ ДНЕСТРА

Н. С. Ялынская

(Львовский государственный университет)

Грегарины, вегетативные особи которых развиваются в пищеварительном тракте одного хозяина — водяного членистоногого, — слабо изученная группа беспозвоночных животных. Монография Ватсон-Кам (Watson-Kamm, 1922) все еще остается единственным сводным определителем грегарин. Грегарины байкальских гаммарусов и насекомых окрестностей Петергофа рассмотрены В. Н. Цветковым (1928, 1929). Довольно полные сведения о грегаринах водяных членистоногих карельских озер содержатся в работе Г. А. Штейн (1960).

В эколого-паразитологическом плане грегарин изучали Т. В. Федорова-Виноградова (1924), Фёрстер (Foerster, 1938, 1938а), Тюзе и Рамбье (Tuzet et Rambier, 1953), Г. А. Штейн (1960, 1960а).

Данные о грегаринах, поражающих гаммарусов горных водоемов бассейна Днестра, самые общие (Ялынская, 1968); взаимоотношения грегарин с этими хозяевами не обсуждались.

Работой в 1967—1968 гг. мы преследовали цель выяснить эколого-физиологические отношения грегарин с ракообразными отряда Amphipoda: *Gammarus* (*Rivulogammarus*) *balcanicus* Schäf. и *G.* (*R.*) *kischineffensis* Schell. истоков Днестра. При изложении данных цитохимического и биохимического характера приняты во внимание сведения об экологии бокоплавов, полученные за период восьмилетних наблюдений.

Материал для посезонного исследования гаммарусов и их паразитов собран в 1961—1968 гг. в реках и ручьях, потоках, впадающих в один из многоводных притоков Днестра — р. Опор. Состав пищи животных, экстенсивность и интенсивность их заражения грегаринами изучали прижизненно, вскрывая ракообразных с помощью стереоскопического МБС-1 и биологического МБИ-4 микроскопов; паразитов фотографировали посредством микрофотонасадки МФН-3.

При определении фаз жизненного цикла гаммарусов учитывали следующие признаки: окраску тела животного, степень обызвествления панциря и резорбции выростов наружного скелета, связь между вентральным и дорсальным участками кутикулы, время появления мембранозного слоя и отслаивания старого хитинового панциря от гиподермы, интенсивность регенерационных процессов, объем полостной жидкости и пр. По совокупности особенностей физиологического состояния у раков — хозяев грегарин выявлено шесть фаз развития: в межлиночный период фазы C_1—C_2 и C_3—C_4, в предлиночный — $Д_0$—$Д_2$ и $Д_3$—$Д_4$, в линочный — пассивная и активная фазы Е и вскоре после линьки фаза А—В. Такие же этапы в развитии ракообразных различают Драш (Drach, 1937; Drach et Tchernigovtzeff, 1967), Граф (Graf, 1968) и др.

С целью изучения грегарин кишечники бокоплавов легко растирали меж двумя покровными стеклами, затем эти мазки фиксировали жидкостью Шаудина, окрашивали гематоксилином Гейденгайна и по Ясвоину.

Содержащие паразитов кишечники фиксировали с целью выявления полисахаридов окраской жидкостью Карнуа. Срезы толщиной 5—7 *мк* приклеивали сухим методом; перед окраской их целлоидировали. Для обнаружения гликогеноподобных сахаров и кислых мукополисахаридов использовали периодатфуксиновую реакцию (реакция Шик). Контрольные срезы обрабатывали слюной в течение часа при температуре 37°. Живых грегарин, изъятых из кишечников бокоплавов при вскрытии, окрашивали на гликоген раствором Люголя; по ним же изучали распределение полисахаридов; рассматривали паразитов в глицерине; препараты обрабатывали слюной.

В полостной жидкости гаммарусов определенной фазы развития выясняли содержание легкоизвлекаемого гликогена. Гликоген определяли при помощи экстракции 10%-ной трихлоруксусной кислотой и методом Пфлигера в модификации И. Д. Головацкого (1961). Пробы полостной жидкости брали с помощью капилляров. 1 *мл* жидкости накапливали в градуированных предварительно стерилизованных пробирках, погруженных в лед. Гаммарусов при этом размещали на чистой стеклянной пластинке и подсушивали в течение 1 мин. фильтровальной бумагой. В общей сложности анализу на гликоген подвергнуто 156 проб. Эти пробы были получены за время работы 7—18.VIII и 18—23.X 1967 г., 19.II—3.III, 30.V—4.VI и 12—18.VII 1968 г.

В пищеварительном тракте *G.* (*R.*) *kischineffensis* и *G.* (*R.*) *balcanicus* истоков Днестра обнаружены грегарины семейств Gregarinidae Labbé, 1899 и Uradiophoridae Grassé, 1953. Численно преобладают виды рода *Hirmocystis*. Различий в составе протофауны отдельных хозяев не замечено. Экстенсивность и интенсивность заражения гаммарусов споровиками значительны (Ялынская, 1968). В некоторых водоемах все они инвазированы грегаринами. Нередко наблюдались случаи, когда кишечники хозяев были свободны от пищи и содержали только паразитов (рис. 1, 2).

Поселению и развитию грегарин благоприятствуют условия сохранения и передачи хозяину ооцист паразитов, массовая встречаемость хозяев, их широкий ареал, продолжительность жизни, особенности экологии.

Родники, горные потоки, ручьи и реки — места обитания гаммарусов — расположены в лесистой местности Прикарпатья. Кроны господствующих здесь пород — ели и бука — образуют густой полог, слабо пропускающий солнечные лучи. Повышенная влажность и сильная затененность под пологом леса благоприятствуют сохранению ооцист грегарин. На значение этого фактора обратил внимание Фёрстер (1938), который считал, что ооцисты не должны быстро подсыхать и сильно освещаться. Из-под камней ооцисты легко вымываются (Гинецинская, Штейн, 1961). Гаммарусы в водоемах многочисленны: до 2—45 *тыс/м*^{2}.

В водоемах население бокоплавов смешанное. Однако в горных потоках господствует *G. (R.) balcanicus*. В реках, берущих начало с полонин и сравнительно с потоками имеющих большую протяженность до впадения в многоводные реки, доминирует *G. (R.) kischineffensis*, менее требовательный к среде. Экстенсивность его заражения грегаринами оказалась выше.

В условиях верховья Днестра гаммарусы имеют 12—14-месячный жизненный цикл. Все периоды жизни бокоплавов — это, по существу, цикл линьки. У рачков либо завершается одна линька, либо идет подготовка к следующей. По ряду признаков от линьки до линьки можно различить шесть фаз качественно отличного состояния животных. В межлиночный период после линьки — гаммарусы фазы C_1—C_2. Покровы их



Рис. 1. Часть кишечника *G.(R.)kischineffensis*, содержимое которого вытеснено грегаринами (об. 10, ок 7; грегарины окрашены р-ром Люголя).

Рис. 2. «Тромб» из грегарин, прикрепившихся эпимеритами к кишечнику *G.(R.)balcanicus* (об. 40, ок. 7; грегарины окрашены р-ром Люголя).

обызвестлены; в это время наблюдается интенсивный рост тканей, потеря веса. У гаммарусов того же периода фазы $С_3$—$С_4$ происходит некоторая стабилизация; наружный скелет у них полностью отвердевает, кальцифицируется более глубокий слой его, к концу фазы секретируется мембранозный слой; физиологические процессы, связанные с активной линькой, в это время не проявляются. В предличиночный период (фазы $Д_0$—$Д_2$) истончается кутикула, размягчается хитин, под старым покровом интенсивно развивается новый покров будущего скелета, увеличивается резерв конкреций кальция, повышается интенсивность регенерационных процессов. В личиночный период у бокоплавов тело, набухшее от адсорбированной воды, их двигательная активность снижена; к концу периода у них повышается тургор и усиливается работа мускульных волокон; в первые два дня после линьки их кутикула достигает толщины, которая была до экзувиации, покровы мягкие.

Развитие обнаруженных грегарин в общих чертах повторяет этапы развития представителей Eugregarinoda (Galtzoff, 1911; Бобылева, 1963).

Между циклом развития грегарин и физиологией бокоплавов наблюдается тесная связь. Период активной жизни первых приурочен ко времени межлиночного и предлиночного состояния вторых. Гамонтоцисты появляются у гаммарусов фаз $Д_0$—$Д_2$ и $Д_3$—$Д_4$. Выходят они наружу преимущественно в период линьки. Таким образом половая часть жизненного цикла паразитов следует за линькой хозяина. Естественное заражение бокоплавов происходит в течение всей их жизни. Однако только к концу линочного и в начале межлиночного периода стенки их кишечника интенсивно поражены трофозоитами.

Следует отметить, что у половозрелых линяющих бокоплавов встречаются сизигии и в значительном количестве гамонтоцисты. Крупные особи (длина 13—15 *мм*) почти или вовсе не поражены грегаринами.

Возможность заражения гаммарусов грегаринами тем бóльшая, чем бóльшая потребность у них в пище, особенно растительного происхождения. Закономерность эта проявляется у животных с разным физиологическим состоянием. Значение при этом имеют температура воды, половая активность хозяина и фаза его жизненного цикла.

Углеводы, как известно, являются основным источником энергии паразитов. Гликоген и другие сахара полостной жидкости бокоплавов, являющейся их транспортной системой, обеспечивают жизненные функции и хозяина, и паразитирующих в нем грегарин. Эколого-физиологические отношения между паразитом и хозяином в этом случае носят функциональный характер, в понимании Ш. Д. Мошковского (1946). Из данных, характеризующих содержание гликогена в полостной жидкости бокоплавов (таблица), видно, что в июне в ней гликогена сравнительно много, а именно 35,35—65,87 *мг*%. Повышенное содержание гликогена в данном случае зависит от потребности в нем животных: гликоген у беспозвоночных, по И. Браше (1961), принимает участие в эмбриогенезе. Гаммарусы в это время интенсивно размножаются и в большом количестве потребляют пищу животного происхождения. Это, возможно, предотвращает расходование ими углеводов *. В июле содержание гликогена в полостной жидкости гаммарусов уменьшается. Спад этот хорошо прослеживается у особей фаз $Д_0$—$Д_2$ и Е, А—В. У последних наблюдаются признаки снижения интенсивности метаболических процессов. Гликогены — высоколабильные вещества (Степаненко, Петрова, Розенфельд, 1951). Физиологическая лабильность проявляется только в отношении

* Одновременно мы определяли и сумму сахаров в полостной жидкости гаммарусов. Динамика сахаров у них такая же, как и гликогена.

лиофракции (Прохорова, Тупикова, 1965). Это позволяет предположить, что мобильный, легко растворимый гликоген, как резерв, быстро расходуется гаммарусами именно в критический для них период.

Зависимость содержания гликогена (в *мг* %) в полостной жидкости гаммарусов Днестра от их физиологического состояния

Фаза	Количество гликогена (в *мг%*)	Статистические показатели	Дата взятия пробы				
			30.V–4.VI	12.VII–18.VII	7.VIII–18.VII	18.X–23.X	19.II–3.III
C_1—C_2	5,53—42,07	n	6	3	12	12	—
		M	35,35	37,27	9,11	33,59	—
		σ	0,32	4,7	1,33	0,80	—
		C_v%	0,9	0,13	14,6	2,37	—
		m±	0,18	1,9	0,39	0,23	—
C_3—C_4	9,67—89,4	n	3	3	12	6	3
		M	57,65	48,0	10,26	36,68	89,29
		σ	0,32	0,32	0,42	0,40	0,71
		C_v%	0,5	0,7	4,05	1,1	0,8
		m±	0,18	0,18	0,12	0,16	0,41
$Д_0$—$Д_2$	10,79—71,22	n	6	9	6	6	—
		M	61,07	41,92	12,22	36,18	—
		σ	11,05	2,83	0,88	0,56	—
		C_v%	18	6,7	7,2	1,56	—
		m±	4,5	0,95	0,36	0,23	—
$Д_3$—$Д_4$	14,86—75,37	n	12	9	6	6	3
		M	65,87	54,04	15,56	39,65	70,61
		σ	5,73	3,59	0,62	0,45	1,0
		C_v%	8,7	6,64	4,0	1,1	1,4
		m±	1,65	1,2	0,25	0,18	0,58
Е; А—В	6,05—46,73	n	3	6	3	12	6
		M	46,2	20,9	6,35	31,43	41,87
		σ	0,52	4,9	0,31	1,76	3,1
		C_v%	1,12	0,23	5,0	5,6	7,5
		m±	0,3	2,0	0,18	0,51	1,28

В полостной жидкости бокоплавов всех физиологических групп в августе гликоген находится в минимальном количестве: 6,35—15,56 *мг*%. Аспект пищи у них тот же, что в июле, но возрастает доля растительного корма. Специализации в отношении пищи нет. В это время крупные самки обеспечивают появление бокоплавов второй генерации и дают меньше приплодов (два против трех-четырех предшествующего периода). В популяциях из-за гибели крупных особей убывает количество размерных групп. Появившиеся весной и в начале лета многочисленные гаммарусы интенсивно растут, о чем можно судить по укорочению межлиночного периода. У них наблюдается активное переваривание пищи. Вследствие интенсивного пластического обмена в агусте эти гаммарусы отличаются высокой способностью к использованию углеводов.

К осени количество гликогена в полостной жидкости гаммарусов возрастает до 31,00—39,65 *мг*%. Особенно много в ней гликогена (41,87—89,29 *мг*%) в феврале—марте. Очевидно, в процессе обмена при сравнительно низкой температуре большое значение приобретает мо-

бильный энергетический резерв, каковым, несомненно, является гликоген. В это время гаммарусы выборочно потребляют пищу растительного происхождения, вследствие чего в их организме накапливаются углеводы. Способность же их к использованию сахаров понижена: у животных имеет место слабая активность половых желез, сроки линек у них растянуты.

В содержании гликогена различных физиологических групп бокоплавов наблюдается определенная закономерность. Во все сезоны гликоген мобилизуется в предличиночный период; во время пассивной фазы линьки его мало. По мере роста грегарин в их организме накапливаются полисахариды. Это явление заметили Г. А. Штейн (1960) и Н. Н. Бобылева (1963), проведшие большое и детальное цитохимическое исследование жизненного цикла грегарин из личинок стрекоз и поденок.

В нашем случае трофозоиты были желтого цвета, гликоген у них концентрировался вокруг ядра. Одиночные гамонты, достигшие длины 15 *мк*, лимонно-желтого цвета с немногочисленными светло-коричневыми гранулами гликогена. Гранулы округлой формы со светлой периферической и яркой звездчатой формы центральной зоной, сильно преломляющей свет; их структура схожа с таковой парагликогена. У гамонтов вокруг ядра (не всегда) имеется светлая, свободная от скопления гликогена зона. С возрастом грегарин размеры гранул увеличиваются. Окончательно сформировавшиеся гамонты и сизигии забиты глыбками гликогена. Причем в сателлитах (но не в их протомеритах) содержится меньше гликогена, чем в примитах. Возможно, что это обусловлено половым диморфизмом (Цветков, 1926). Значение имеет, по-видимому, и продолжительность формирования сизигиев.

Максимальное количество гликогена мы обнаружили у гамонтов, готовых к инцистированию. В это время их цитоплазма темно-коричнево-черная от гранул, слившихся в сплошную массу.

У споровиков в половой части жизненного цикла количество полисахаридов резко уменьшается. Об этом можно судить по ооцистам, спорозоиты которых содержат очень мало гликогена.

Гликоген, обнаруженный у грегарин, разнокачествен. У грегарин бокоплавов межлиночного и предлиночного периодов он находится в форме парагликогена; в канун линьки и в период линьки хозяев грегарины содержат амилоид и протеидные гранулы, не растворимые птиалином слюны; слюна не гидролизирует и гликоген гамонтоцист. Что касается кислых мукополисахаридов, то количество их гранул по мере роста грегарин возрастает; в трофозоитах, однако, они не обнаружены.

Сопоставляя динамику содержания гликогена в полостной жидкости гаммарусов и грегарин, можно заметить, что ритм жизни паразитов связан с изменениями количества этого полисахарида в гемолимфе хозяина.

Споровики инцистируются (в это время они нуждаются в большом запасе энергии) тогда, когда в организме хозяев содержится наибольшее количество гликогена. Когда же его содержание минимально, инцистированные грегарины выводятся наружу, а многочисленные в это время трофозоиты не нуждаются в больших запасах гликогена. В период накопления гликогена в теле хозяев, что наблюдается во время ослабления обеспечивающих линьку физиологических процессов, происходит интенсивный рост грегарин.

Из изложенного следует, что грегарины и их хозяева сопряженно адаптированы друг к другу. Эти споровики используют в качестве энергетического материала полисахариды гаммарусов и, таким образом, являются их трофическими конкурентами.

ЛИТЕРАТУРА

Бобылева Н. Н. 1963. Цитохимическое исследование различных стадий жизненного цикла грегарины Enterocystis ensis из личинок поденок рода Cloëon. Сб. работ ин-та цитол. АН СССР, № 3.
Браше И. 1961. Биохимическая эмбриология. М.
Гинецинская Т. А., Штейн Г. А. 1961. Особенности паразитофауны беспозвоночных и применение основных правил экологической паразитологии к характеристике их зараженности. Вестн. Ленингр. ун-та, № 15.
Головацький І. Д. 1961. Обмін вуглеводів у сільськогосподарських тварин. К.
Мошковский Ш. Д. 1946. Функциональная паразитология. Мед. паразитол. и паразит. болезни, т. 15, в. 4—6.
Прохорова М. И., Тупикова З. Н. 1965. Большой практикум по углеводному и липидному обмену. М.
Степаненко Б. Н., Петрова А. Н., Розенфельд Е. Л. 1951. Новые данные в изучении гликогена и его биологических превращений. Изв. АН СССР, т. 89, в. 1.
Федорова-Виноградова Т. В. 1924. Цикл развития грегарины Diplocystis phryganea в связи с метаморфозом хозяина. Арх. рус. протистол. об-ва, т. 3.
Цветков В. Н. 1928. Две новые грегарины у байкальских гаммарид. Comp. Rend. de l Acad., des Sci de l URSS, № 3А.
Его же. 1929. К фауне грегарин насекомых Петергофа и окрестностей. Тр. Петергоф. ест.-науч. ин-та, № 6.
Штейн Г. А. 1960. Грегарины водных членистоногих карельских озер. Зоол. журн., т. XXXIX, в. 8.
Ее же. 1960а. Цитологическое изучение различных стадий жизненного цикла грегарин из личинок стрекоз. Цитология, т. 2.
Ялынская Н. С. 1968. Значение трофического фактора в заражении ракообразных (Amphipoda) паразитами. Гидробиол. журн., т. 4, № 1.
Drach P. 1937. L'origine du calcaire dans le squelette tégumentaire des Crustacés Décapodes. C. R. Acad. Sci. Fr., t. 205.
Drach P. et Tchernigovtzeff C. 1967. Sur la méthode de détermination des stades d'intermue et son application générale aux Crustacés. Vie et milieu, Fr., t. 18.
Galtzoff P. 1911. Beobachtungen über den Bau und die Entwicklung der Zygoten von Geneiorhynchus monnieri. A. Schn. Zool. Anz., Bd. 38.
Graf F. 1968. Le stockage de calcium avant la mue chez les Crustacés Amphipodes Orchestia (Talitridé) et Niphargus (Gammaridé hypogé). Thèses. Univ. de Dijon.
Foerster H. 1938. Gregarinen in Schlesischen Insecten. Parasit enkunde Bd. 10, H. 2.
Его же. 1938 a. Beobachtungen über das Auftreten von Gregarinen in Insecten. Ibidem., H. 5.
Tuzet O. et Rambier I. 1953. Recherches sur les Grégarines des Orthoptéroides. Ann. des Sci. nat. Zool. et biol. animale, t. XV, f. 2.
Watson-Kamm M. E. 1922. Studies on Gregarines. Illinois Biol., Monogr., v. 7, № 1.
Zwetkow W. N. 1926. Eine neue Gregarinengattung Enterocystis ensis aus dem Larven einer Eintagsfliege. Рус. арх. протистол., т. 5.

Поступила 10.11 1969 г.

ECOLOGO-PHYSIOLOGICAL CONNECTIONS OF EUGREGARINIDA WITH *GAMMARUS* (AMPHIPODA) FROM THE SOURCES OF THE DNIESTER

N. S. Yalynskaya

(State University, Lvov)

Summary

In 1967—1968 glycogen content in cavitary liquid of *Cammarus (Rivulogammarus) balcanicus* Schaf. and *G.(R.) kischineffensis* Schell. from the Dniester sources and Gregarinidea parasitizing in their intestine was studied in diffefrent seasons of the year. It was established that from the moment of penetration into the body of host and up to the act of their going out of it the parasitic saprozoites are in a tightest connection with the organism of the host. This connection is of physiologo-functional character. Gregarinidea use glycogen of *Gammarus* as an energetic material. So they are the trophic rivals of *Gammarus*.